植物分类学报 36(2):119～127(1998)
Acta Phytotaxonomica Sinica

中国芸香科植物叶分泌囊比较解剖学研究*

刘文哲 胡正海
(西北大学植物研究所 西安 710069)

COMPARATIVE ANATOMY OF SECRETORY CAVITIES IN LEAVES OF THE RUTACEAE IN CHINA

LIU Wen-Zhe HU Zheng-Hai
(*Institute of Botany, Northwest University*, Xi'an 710069)

Abstract Comparative observations were made on the morphology and anatomy of secretory cavities in leaves of 22 genera, 40 species and two varieties by the whole mounting, paraffin and thin section method. A mature cavity consists of one layer of epithelial cells surrounding a large intercellular space and one to five layers of peripheral sheath cells. The epithelial cells were flattened, thin-walled and integrated, which suggests that the cavities developed schizogenously. The sheath cells were also flattened. The cell walls of the outer layers had relative thickenings. The number of layers of the sheath cells varied with species. A few of species appeared to lack the sheath cells. The localization and structure of the cavities were correlated with taxa at generic and specific level. According to their structural features and arrangement in leaves, the secretory cavities can be grouped into four types as follows: the notch type (between the leaf-teeth), the mesophyll type which is subdivided into spongy parenchyma subtype and palisade parenchyma subtype, and the mixed type (with both notch and mesophyll cavities). Based on these observations evolutionary trends concerning the morphology and anatomy of cavities and affinity among subfamilies or genera are discussed. It is suggested that the mixed type of cavities developed from the notch and mesophyll types.

Key words Rutaceae; Secretory cavities; Comparative anatomy

摘要 利用整体透明、石腊和薄切片方法对芸香科22属,40种和2变种植物叶分泌囊的形态结构和分布进行了比较研究。成熟分泌囊都由鞘细胞和一层上皮细胞围绕圆形腔隙构成,上皮细胞扁平,细胞壁薄、完整,故分泌囊属裂生方式发生。鞘细胞1～5层,不同种类的层数有变化,个别种缺乏。内层鞘细胞为扁平的薄壁细胞,外层的细胞壁较厚。分泌囊的形态结构、着生位置和分布密度等在不同属或不同种间存在一定差异。根据分泌囊在叶中的分布位置和形态结构特点,可将其划分为:叶缘齿缝分泌囊,叶肉分泌囊和两者混合型。叶肉分泌囊又可分海绵组织分泌囊和栅栏组织分泌囊。在此基础上对该科各类型分泌囊的形态演化关系以及各亚科或各属间的亲缘关系进行了探讨。

关键词 芸香科;分泌囊;比较解剖学

芸香科植物全世界共有7个亚科约180属1300～1600种,主要分布于亚、澳、非、美四洲的热带和亚热带地区。我国产3亚科(另有1亚科为引种栽培)约27属149种,大部分的属和种分布于长江以南。本科植物的许多种类具有经济价值,可供药用、食用或观赏,如柑桔属、金桔属和黄皮属植物的果实为优良果品,近半数以上属都属于药用植物

* 国家自然科学基金资助项目
1997-03-01 收稿,1997-04-30 收修改稿。

(中国科学院植物研究所，1987；黄成就，1957)。黄成就(1959，1958，1957)曾对我国芸香科植物进行了系统的分类学的研究。分泌囊是芸香科植物普遍具有的结构特征，除根以外，茎、叶、花和果实中均有分布(Metcalfe & Chalk，1950)，此种结构是该科植物重要的分类学特征，也是其芳香油产生的主要部位。关于该科植物分泌囊的研究已有一些报道，但主要集中在分泌囊的发生和发育方面(Bosabalidis，1982；Fahn，1979；Thomson *et al.*，1976；Heinrich，1970，1969，1966)。而关于该科植物分泌囊比较解剖学研究至今尚未见系统报道。本文较系统的报道中国产芸香科植物叶分泌囊的比较解剖学研究结果。

1 材料和方法

实验材料包括22属，40种和2变种(见表1)。每种植物取成熟(小)叶片10枚。

1.1 透明材料 取每种植物枝或复叶中部的成熟叶片或小叶片，用5% NaOH水溶液60 ℃透明1～4 h，清水冲洗，1%番红染色，甘油胶封片。观察分泌囊在叶中的分布情况，并测量每个(小)叶片的叶尖、叶中和叶基三个部位分泌囊的密度，计算10枚(小)叶片的平均数，作为该种植物叶分泌囊的密度。腊叶标本也以同样方法处理。

1.2 石腊切片 取叶片或小叶片，分割成1 cm^2小块，FAA固定，酒精系列脱水，石腊包埋，切片厚度7～10 μm，番红-固绿染色。腊叶标本先经5% NaOH水溶液60 ℃复水1～2 h，清水冲洗后，以同样方法制作石腊切片。

1.3 半薄切片 取新鲜或复水后的腊叶标本(小)叶片，分割成1 mm^2小块，用4%戊二醛(pH 7磷酸缓冲液配制)和1%锇酸双重固定，缓冲液冲洗，丙酮脱水，Epon 812包埋，奥地利产Reiche-Jung型超薄切片机切片，切片厚度1～3 μm，苏木精染色，日本产Olympus显微镜观察并照相。

2 观察结果

2.1 分泌囊的分布和形态类型

根据42种植物(小)叶片的透明装片和新鲜材料的观察，所有种类的叶片中均有分泌囊分布。但在不同种类植物叶片中，分泌囊的分布位置、大小和密度存在一定差异。根据分泌囊在叶片中的分布情况，可将其划分为三个主要类型：叶缘齿缝分泌囊；叶肉分泌囊；叶肉和齿缝分泌囊(见表2)。

2.1.1 叶缘齿缝分泌囊 分泌囊仅分布于(小)叶片边缘锯齿间凹陷的齿缝中，分泌囊较大(图版Ⅰ：1)。花椒属的竹叶椒和两面针；吴茱萸属的楝叶吴茱萸以及黄檗属植物(小)叶片中的分泌囊为这一类型。

2.1.2 叶肉分泌囊 分泌囊均匀地分布于整个(小)叶片中，分泌囊较小，但分布密度较大。其叶缘齿缝中无分泌囊分布(图版Ⅰ：2)。吴茱萸属的三叉苦、小芸木属、山小桔属、山油柑属和单叶藤桔属的植物(小)叶片的分泌囊为这一类型。

2.1.3 叶肉和齿缝均具分泌囊 分泌囊除均匀的分布于叶肉中外，叶缘齿缝中也有分布，而且比叶肉中的分泌囊大(图版Ⅰ：3～5)。根据此类分泌囊在叶缘的分布位置和密度又可分为3亚类：

(A)每个叶缘齿缝分布一个较大分泌囊。芸香亚科的大部分属种为这一类型(图版

表 1　研究材料及其凭证标本

Table 1　The specimens examined and voucher*

Rutoideae 芸香亚科

Zanthoxylum 花椒属

Z. bungeanum Maxim. 花椒 (Shaanxi, W. Z. Liu 94003)

Z. planispinum Sieb. et Zucc. 竹叶椒 (Shaanxi, W. Z. Liu 94004)

Z. piasezkii Maxim. 川陕花椒 (Shaanxi, W. Z. Liu 94005)

Z. nitidum (Roxb.) DC. 两面针 (Guangxi, Q. S. Dong 95015)

Z. avicennae (Lam.) DC. 勒档 (Guangxi, Q. S. Dong 95011)

Orixa 臭常山属

O. japonica Thunb. 臭常山 (Shaanxi, W. Z. Liu 94006)

Evodia 吴茱萸属

E. rutaecarpa (Juss.) Benth. 吴茱萸 (Shaanxi, W. Z. Liu 94007)

E. baberi R. et W. 川西吴茱萸 (Guangxi, Q. S. Dong 95009)

E. meliaefolia Benth. 楝叶吴茱萸 (Hainan, W. Z. Liu 95025)

E. lepta (Spreng.) Merr. 三叉苦 (Guangxi, Q. S. Dong 95017)

Boenninghausenia 臭节草属

B. albiflora Reichb. 松风草 (Guangdong, W. Z. Liu 95029)

Haplophyllum 芸香草属

H. tragacanthoides Diels 针枝芸香草 (Ninxia, W. Z. Di 3107) * *

Ruta 芸香属

R. graveolens L. 芸香 (Shaanxi, W. Z. Liu 94006)

Psilopeganum 山麻黄属

P. sinensis Hemsl. 山麻黄 (Sichuan, J. X. Yang 313497) * *

Dictamnus 白藓属

D. dasycarpus Turcz. 白藓 (Shaanxi, W. Z. Liu 96002)

Toddaliodeae 飞龙掌血亚科

Toddalia 飞龙掌血属

T. asiatica Lam. 飞龙掌血 (Guangxi, Q. S. Dong 95007)

Acronychia 山油柑属

A. pedunculata (L.) Miq. 降真香 (Hainan, W. Z. Liu 95020)

Phellodendron 黄檗属

P. chinense var. *glabriusculum* Schneid. 秃叶黄皮树 (Shaanxi, W. Z. Liu 94008)

Skimmia 茵芋属

S. arborescens Gam. 乔木茵芋 (Yunnan, J. X. Yang 211186) * *

S. melanocarpa R. 黑果茵芋 (Shaanxi, J. Y. Song 巴 165) * *

S. reevesiana Fortune. 茵芋 (Sichuan, W. Z. Di 640238) * *

Aurantioideae 柑桔亚科

Micromelum 小芸木属

M. integerrimum (Buch.-Ham.) Reem. 小芸木 (Yunnan, K. B. Qiang 96001)

M. falcatum (Lour.) Tan. 大管 (Hainan, W. Z. Liu 95019)

Glycosmis 山小桔属

G. parviflora (Sims) Little 山小桔 (Guangxi, Q. S. Dong 95002)

G. hainanensis Huang 海南山小桔 (Hainan, W. Z. Liu 95022)

Clausena 黄皮属：

C. excavata Burm. f. 野黄皮 (Guangxi, Q. S. Dong 95006)

C. lansium (Lour.) Skeels 黄皮 (Guangxi, Q. S. Dong 95016)

C. henryi (Swingle) Huang 川鄂黄皮 (Guangxi, Q. S. Dong 950008)

Murraya 九里香属：

M. paniculata (L.) Jack. 千里香 (Guangxi, Q. S. Dong 95004)

M. exotica 九里香 (Guangdong, W. Z. Liu 95027)

Paramignya 单叶藤桔属：

P. rectispina Craib 直刺藤桔 (Yunnan, J. X. Yang 277427) * *

Atalantia 酒饼勒属

A. buxifolia (Poir.) Oliv. 酒饼勒 (Guangxi, Q. S. Dong 95010)

A. kwangtungensis Merr. 广东酒饼勒 (Hainan, W. Z. Liu 95023)

Poncirus 枳属

P. trifoliata (L.) Rafin 枳 (Shaanxi, W. Z. Liu 94009)

Fortunella 金桔属

F. margaritia (Lour.) Swingle 金桔 (Guangxi, Q. S. Dong 95005)

F. hindsii (Champ.) Swingle 山桔 (Hainan, W. X. Liu 95021)

Citrus 柑桔属

C. grandis var. *tomentosa* 桔红 (Guangxi, Q. S. Dong 95003)

C. mitis Blanco 四季桔 (Guangxi, Q. S. Dong 95018)

C. limon (L.) Burm. f. 柠檬 (Guangxi, Q. S. Dong 95019)

C. paradisci Macf. 葡萄柚 (Guangdong, W. Z. Liu 95028)

C. medica L. 香橼 (Guangxi, Q. S. Dong 95012)

Feroniella 克拉商果属

F. lucida 酸木苹果 (Guangdong, W. Z. Liu 95026)

---

* 所有凭证标本存放于 WNU。　* * 腊叶标本

* All the vouchers are preserved in WNU.　* * Herbarium specimen

表2 芸香科植物叶中分泌囊形态结构

Table 2 The morphology and structure of secretory cavities in leaves of the Rutaceae

种 名 Species	分布部位 Localization (T: tissue)	分布密度 (个/mm^2) Density (/mm^2)	上皮细胞数 Number of epithelial cells	鞘细胞层数 Number of sheath cells layers	分泌腔直径 (μm) Diameter (μm)	图版号 Number of plates
花椒 *Zanthoxylum bungeanum*	齿缝和栅栏组织 notch and palisade T	0.25	6~8	4~5	55~75	Ⅰ: 7
川陕花椒 *Z. piasezkii*		0.25	5~7	1~2	150~160	
竹叶椒 *Z. planispinum*	齿 缝 notch	每个齿缝 1个	10~12	3~4	125~150	Ⅰ: 8
两面针 *Z. nitidum*			–	–	–	
勒 档 *Z. avicennae*	齿缝和海绵组织 notch and spongy T	0.25	4~6	2~3	60~75	Ⅰ: 10
臭常山 *Orixa japonica*	齿缝和栅栏组织 notch and palisade T	5	4~6	2~3	55~70	Ⅰ: 9
吴茱萸 *Evodia rutaecarpa*	齿缝和海绵组织 notch and spongy T	6	4~6	3~4	50~60	Ⅰ: 12
川西吴茱萸 *E. baberi*		6	4~6	3~4	65~75	
楝叶吴茱萸 *E. meliaefoli*	齿 缝 notch	每个齿缝 1个				
三叉苦 *E. lepta*	海绵组织 和栅栏组织 spongy T and palisade T	11	5~7	0~1	30~40	Ⅰ: 11
松风草 *Boenninghausenia albiflora*	齿 缝, 海绵组织 和栅栏组织 notch, spongy T and palisade T	6	6~8	1~2	50~75	Ⅰ: 3 Ⅱ: 1
针枝芸香 *Haplophyllum tragacanthoides*		19	6~8	2~3	40~60	
芸香 *Ruta graveolens*		2	6~8	3~4	65~75	Ⅱ: 2
山麻黄 *Psilopeganum sinensis*		8	6~8	0~1	40~60	Ⅱ: 3
白藓 *Dictamnus dasycarpus*	齿缝和栅栏组织 notch and palisade T	3	4~6	3~4	70~85	Ⅱ: 4
飞龙掌血 *Toddalia asiatica*	齿缝，海绵组织 和栅栏组织 notch, spongy T and palisade T	4	5~7	2~3	55~75	Ⅱ: 7
降真香 *Acronychia pedunculata*	海绵组织 和栅栏组织 spongy T and palisade T	11	5~7	0~1	40~75	Ⅱ: 6
秃叶黄皮树 *Phellodendron chinens* var. *glabrusculum*	齿 缝 notch	每个齿缝 1 个	10~12	1~2	160~175	Ⅰ: 1

Table 2 (Cont.)

种　名 Species	分布部位 Locali-zation (T: tissue)	分布密度 (个/mm²) Density (/mm²)	上皮细胞数 Number of epithelial cells	鞘细胞层数 Number of sheath cells layers	分泌腔直径 (μm) Diameter (μm)	图版号 Number of plates
乔木茵芋 *Skimmia arborescens*	齿缝，海绵组织和栅栏组织 notch, spongy T and palisade T	1	6～8	1～2	60～70	Ⅱ：8
黑果茵芋 *S. melanocarpa*		2	5～7	1～2	60～80	
茵芋 *S. reevesiana*		3	6～8	1～2	60～80	
大菅 *Micromelum falcatum*	海绵组织和栅栏组织 spongy T and palisade T	6	6～8	1～2	30～40	Ⅰ：2
小芸木 *M. integerrimum*		6	5～7	2～3	30～40	Ⅱ：5
山小桔 *Glycosmis parviflora*	海绵组织和栅栏组织 spongy T and palisade T	8	5～7	1～2	30～40	
海南山小桔 *G. hainanensis*		8	3～5	1～2	45～55	
野黄皮 *Clausena excavata*	齿缝，海绵组织和栅栏组织 notch, spongy T and palisade T	5	6～8	1～2	40～65	Ⅱ：11
黄皮 *C. lansium*		8	6～8	2～3	60～70	
川鄂黄皮 *C. henryi*	齿缝，栅栏组织 notch and palisade T	4	5～7	2～3	60～70	
千里香 *Murraya paniculata*	齿缝，海绵组织和栅栏组织 notch, and spongy T and palisade T	6	6～8	1～2	50～75	Ⅰ：4 Ⅱ：12
九里香 *M. exotica*		14	4～6	3～4	35～45	
直刺藤桔 *Parmignya rectispina*	海绵组织和栅栏组织 spongy T and palisade T	11	12～14	2～3	100～120	
酒饼勒 *Atalantia buxifolia*	齿缝，海绵组织和栅栏组织 notch, spongy T and palisade T	8	7～9	3～4	45～55	Ⅱ：9
广东酒饼勒 *A. kwangtungensis*		3	7～9	2～3	65～75	
枳 *Poncirus trifoliata*	齿缝，栅栏组织 notch and palisade T	3	7～9	3～4	70～75	Ⅱ：14
金桔 *Fortunella margaritia*	齿缝，海绵组织和栅栏组织 notch, spongy T and palisade T	10	6～8	2～3	60～70	Ⅰ：5,6
山桔 *F. hindsii*		17	9～11	2～3	60～70	
桔红 *Citrus grandis* var. *tomentosa*		3	5～7	2～3	60～70	Ⅱ：13
四季桔 *C. mitis*		6	5～7	3～4	55～65	
柠檬 *C. limon*		3	9～11	4～5	55～75	
香橼 *C. medica*	齿缝和海绵组织 notch and spongy T	2	9～11	4～5	100～140	Ⅱ：10
葡萄柚 *C. paradisci*	齿缝和栅栏组织 notch and palisade T	2	6～8	3～4	65～75	
酸木苹果 *Feroniella lucida*		12	6～8	0～1	30～40	

Ⅰ：3)。花椒属的花椒、川陕花椒和勒档3种植物叶肉中分泌囊的密度较低，一般在0.2个/mm^2左右。而臭常山属、吴茱萸属的吴茱萸和川西吴茱萸、臭节草属、芸香草属，山麻黄属和白藓属植物叶肉分泌囊的密度较花椒属3种植物的密度高。

(B)(小)叶片叶缘除每个齿缝分布一个分泌囊外，齿缝之间也有分泌囊分布，大小同叶肉中的类似(图版Ⅰ：4)，此类中，不同种植物分泌囊密度也有变化。飞龙掌血属、茵芋属、黄皮属和九里香属为这一类型。

(C)整个叶缘区域密布分泌囊，密度较叶肉中的高，并在齿缝中分布一个较大分泌囊(图版Ⅰ：5)。金桔属最为典型，酒饼勒属，枳属和柑桔属也属此种类型。

2.2 分泌囊的显微结构和结构类型

叶片中的分泌囊，在分类上被称为透明腺点。通过叶片横切面观察，成熟分泌囊由鞘细胞和1层上皮细胞围绕圆形腔隙构成。腔隙周围的上皮细胞扁平，细胞壁薄，细胞保持完整，都属于裂生方式发生。鞘细胞1～5层，个别种类不存在鞘细胞。靠近上皮细胞的几层鞘细胞与上皮细胞相似，为扁平的薄壁细胞，而靠近叶肉组织的1～2层鞘细胞为细胞壁较厚的扁平细胞(图版Ⅰ：6)。不同种类分泌囊在结构上的差异主要表现在：分泌腔的大小，上皮细胞的多少，鞘细胞的层数和在叶肉中的分布位置(见表2)。42种植物叶根据分泌囊在叶片横切面中的分布位置，可分为4类：

2.2.1 叶缘齿缝分泌囊 此类分泌囊仅分布于叶缘齿缝中，分泌囊直径大(平均120 μm)，上皮细胞数量多，占据了叶缘上下表皮之间的大部分空间(图版Ⅰ：8)。此类植物种类与上述2.1.1节相同。

2.2.2 海绵组织分泌囊 分泌囊分布于叶肉的海绵组织中，其叶缘齿缝也具分泌囊，但分泌腔直径较海绵组织的大。花椒属的勒档(图版Ⅰ：10)、吴茱萸属的吴茱萸(图版Ⅰ：12)和川西吴茱萸属此类型，但前者分布密度低，后者密度较高。

2.2.3 栅栏组织分泌囊 分泌囊分布于叶肉栅栏组织及其齿缝中，分泌囊的密度较低，但结构复杂，分泌腔直径70～75 μm，上皮细胞约8个，鞘细胞层数为3～4层。花椒属花椒(图版Ⅰ：7)和川陕花椒，臭常山属(图版Ⅰ：9)，白藓属(图版Ⅱ：4)，枳属(图版Ⅱ：14)以及柑桔属的葡萄柚为这一类型。

2.2.4 海绵组织和栅栏组织均具分泌囊 分泌囊在叶肉的海绵组织和栅栏组织中都有分布，叶缘齿缝有或无大的分泌囊。而且，大部分种类叶肉的栅栏组织分泌囊较海绵组织中的大。在所观察的22属材料中12属的大部分种类属这一类型，其中金桔属的分泌囊结构最为复杂，该属植物叶片中分泌囊密度高，上皮细胞数目多，分泌腔直径大(图版Ⅰ：6)。吴茱萸属的三叉苦(图版Ⅰ：11)和山油柑属(图版Ⅱ：6)植物叶片中的分泌囊结构最为原始，分泌腔直径小，没有鞘细胞或仅有一层鞘细胞。其它属种界于这二者之间(图版Ⅱ：1～3，5～13)。

3 讨论

3.1 芸香科分泌囊的发生方式

分泌囊的发生方式有3种：裂生、溶生和裂溶生(Fahn，1979)。而关于芸香科分泌囊的发生方式长期以来存在不同看法。早期的一些学者通过光学显微镜观察柑桔属的分泌

囊认为是溶生的(Fohn, 1935; Haberlandt, 1914)。另一些学者认为是裂生的(Tschich & Stock, 1933; Van Tieghen, 1885; Frank, 1868)。还有一些学者认为是裂溶生的(Tschich & Stock, 1933; Haberlandt, 1914)。60 年代以来，电子显微镜的应用使分泌囊的研究进一步深入。Heinrich(1970, 1969, 1966)认为芸香属 *Ruta* L. 植物分泌囊裂生发生的，而枳属 *Poncirus* Rag. 和柑桔属 *Citrus* L. 植物的分泌囊是溶生的。Thomson *et al*. (1976)认为 *Citrus sinensis* 叶的分泌囊发育早期是裂生的。Bosabalidis & Tsekso(1982)认为 *C. deliciose* 的分泌囊是溶生发生的。刘文哲和胡正海(1997)对花椒果实分泌囊的超微结构研究发现，其分泌囊是裂生的。根据我们对该科 42 种植物叶中成熟分泌囊的石蜡切片和树脂包埋的薄切片对照观察发现，石蜡切片的分泌囊上皮细胞大部分破毁，而薄切片的分泌囊上皮细胞都保持完整，没有破毁，均为裂生发生。导致芸香科分泌囊是裂生还是溶生方式发生长期争论的原因之一：是分泌囊成熟时，其上皮细胞的细胞壁变薄，极易破毁，由于光镜和电镜的制样过程很容易使其受到破坏，从而产生溶生发生的假象。胡正海和余刚(1993)采用不同固定剂和包埋剂进行对比实验，发现分泌囊的石蜡制片中其上皮细胞都产生部分或全部破毁，而薄切片法可保持上皮细胞完整。因此，以往认为芸香科植物分泌囊普遍是溶生的观点不恰当，根据我们对 42 种芸香科植物叶分泌囊的研究结果分析，该科植物分泌囊裂生发生应属普遍现象。

3.2　芸香科植物叶分泌囊的分布和形态类型

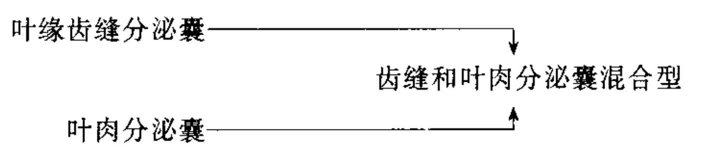
根据分泌囊在叶中的分布位置和形态特点，可将其划分为 3 种类型：叶缘齿缝分泌囊，叶肉分泌囊和两者的混合型。叶肉分泌囊又可根据分泌囊在叶肉中的分布位置分为 2 个亚类：海绵组织分泌囊和栅栏组织分泌囊。我们观察的芸香科 40 种和 2 变种植物中，2 种、1 变种为叶缘齿缝分泌囊，7 种为叶肉分泌囊，另外 31 种和 1 变种均为叶肉和叶缘齿缝分泌囊的混合类型(表 2)。

在我们研究的芸香亚科植物中，Schulze's(1902)认为花椒属的两面针亚属 Subg. *Fagara*，植物叶中不存在分泌囊，而仅存在分泌细胞。黄成就(1957)在两面针亚属和吴茱萸属的分种检索表中，把有无腺点(分泌囊)，以及腺点(分泌囊)的大小和多少作为分种的重要特征。根据我们对两面针亚属的勒档和两面针观察，前者在叶缘齿缝和叶肉的海绵组织中均具有分泌囊，后者仅在叶缘齿缝中具分泌囊。吴茱萸属的楝叶吴茱萸的叶缘齿缝中具分泌囊，而黄成就(1957)则将其划分为无分泌囊的类型。飞龙掌血亚科中，黄成就(1957)在该亚科和飞龙掌血族的描述中均指出该亚科或族的植物叶片中有分泌精油的油腔，并在该族的描述中又指出叶片中有透明腺点。他指出榆桔属植物小叶片具透明腺点(分泌囊)。而 Schulze's(1902)认为榆桔属 *Ptelea* 植物叶中没有分泌囊。我们对该亚科 4 属 5 种和 1 变种植物的观察，黄檗属仅在叶缘齿缝中具分泌囊，山油柑属在叶肉的海绵组织和栅栏组织具分泌囊，其他 2 属植物的叶肉和齿缝中均有分泌囊。因此认为，黄成就(1958)所指的油腔和腺点均为分泌囊。关于柑桔亚科，黄成就(1959)仅在黄皮属，金桔属和木苹果属的属描述中提到叶中具半透明的腺点，并认为金桔属植物叶背面腺点甚多。据我们观察，多数种类为叶缘和叶肉都具分泌囊的类型。Turner(1986)研究豆科 Leguminosae 植物分泌囊时认为，分泌囊的作用是保护叶片，免遭昆虫的侵袭。他认为分泌囊分泌的芳香油具驱虫作用，而且发现大的分泌囊往往沿着叶缘和中脉分布，因为昆虫常从这

些部位开始侵袭叶片。我们在芸香科植物叶中也发现大多数种类叶缘齿缝具大的分泌囊,叶肉中的分泌囊较小。

3.3 芸香科植物分泌囊类型的演化与该科植物系统的探讨

分泌囊是芸香科植物的重要解剖学特征。在我们研究的3个亚科的芸香亚科中,发现花椒属、吴茱萸属的许多种仅具叶缘齿缝分泌囊,如具叶肉分泌囊,也只分布海绵组织或栅栏组织中。黄成就(1957)认为这二属植物亲缘关系非常密切。与我们的研究结果一致。三叉苦为吴茱萸属的较原始类型,其分泌囊密度虽高,但结构简单,仅由上皮细胞围绕腔隙构成,无鞘细胞或仅有一层鞘细胞,直径小,为分泌囊中的原始类型。臭节草属的分泌囊与三叉苦相似,结构简单。而芸香草属、芸香属和山麻黄属植物分泌囊较臭节草属复杂,为齿缝和叶肉分泌囊的混合型,且叶肉分泌囊中栅栏组织的密度高于海绵组织。飞龙掌血亚科中,黄檗属为齿缝分泌囊,与花椒族的某些种类相似;山小桔属则为叶肉分泌囊,结构简单,类似三叉苦,其他属为齿缝和叶肉分泌囊的混合型。柑桔亚科中,小芸木属和山小桔属为叶肉分泌囊;其他种类均为齿缝和叶肉分泌囊混合型。黄成就(1959)认为该亚科的小芸木属与黄皮属和九里香属在花的形态上非常相似;但从分泌囊来分析,小芸木属植物叶肉均匀分布分泌囊,无齿缝分泌囊,而黄皮属和九里香属除叶肉分泌囊外,还具齿缝分泌囊,并且在齿缝分泌囊之间的叶缘又分布一行分泌囊,说明这2属关系密切,与小芸木属明显不同。另外,他认为金桔属介于酒饼勒属和柑桔属之间,金桔属与柑桔属的区别之一是金桔属植物叶片背面具有无数细小深绿色的腺点。据我们观察,这3属植物分泌囊结构最为复杂,鞘细胞层数多,为分泌囊中的进化类型。其中金桔属植物叶片中分泌囊的密度较高,叶缘具密度较大的分泌囊带,齿缝分泌囊明显大;酒饼勒属叶肉分泌囊密度不及金桔属,叶缘也具分泌囊带,但密度较低;而柑桔属的叶肉分泌囊密度低,叶缘不具明显的分泌囊带。根据3个亚科植物叶片中分泌囊的形态结构分析,推测芸香科叶中分泌囊的形态演化关系为:



由此可以看出,芸香亚科植物叶中的分泌囊多为原始类型,柑桔亚科多为进化类型,而飞龙掌血亚科则为这两者之间的过渡类型。这也与3个亚科所处的系统演化位置相一致。

致谢:董青松、邢富武教授等协助采集和鉴定标本,提供资料,谨此致谢。

参 考 文 献

中国科学院植物研究所,1987. 中国高等植物图鉴.补编第2册. 北京:科学出版社. 142
刘文哲,胡正海,1997. 花椒果实分泌囊发育过程的超微结构研究. 植物学报,39(3):200~204
胡正海,余刚,1993. 枳分泌囊的结构与发育的研究. 植物学报,35(6):447~452
黄成就,1957. 中国芸香科植物初步研究(一). 植物分类学报,6(1):1~143
黄成就,1958. 中国芸香科植物初步研究(二). 植物分类学报,7(4):329~355
黄成就,1959. 中国芸香科植物初步研究(三). 植物分类学报,8(1):69~124

Bosabalidis A, Tsekos I, 1982. Ultrastructural studies on the secretory cavities of *Citrus deliciosa* Ten. I. Early Stages of the Gland Cells Differentiation. Protoplasma, 112: 55～62

Fohn M, 1935. Zur Entstehung und Weiterbildlung der Exkreträume von *Citrus medica* L. und *Eucalyptus globulus* Lab. Desterreichische Bot Z, 84: 198～209

Fahn A, 1979. Secretory Tissue in Plants. London: Academic Press. 176～209

Frank B, 1868. Beitrage zur Pflanzenphysiologie. Ⅱ. Uber die Entstehung der Interzellularraume der Pflanze. Leipzig. (From Fahn A, 1979. Secretory Tissue in Plants. London: Academic Press. 180)

Haberlandt G, 1914. Physiological Plant Anotomy. London: Macmillan Press. 777

Heinrich G, 1966. Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Genese der Exkrete in den lysigenen Exkreträumen von *Citrus medica*. Flora Abt A Bd. 156:451～456

Heinrich G, 1969. Elektrinenmikroskopische Beobachtungen zur Entstehungsweise der Exkretbehälter von *Ruta graveolens, Citrus limon* und *Poncirus trifoliata*. Oesterrichische Bot Z, 117:397～403

Heinrich G, 1970. Elektronenmikroskopische Beobachtungen an den Drüsenzellen von *Poncirus trifoliata*; zugleich ein Beitrag zur Wirkung ätherischer Öle auf Pflanzenzellenund eine Methode zur Unterscheidung flüchtiger von nichtflüchtigen lipophilen Komponenten. Protoplasma, 69: 15～36

Metcalfe G R, Chalk L, 1950. Anatomy of the Dicotyledons, Vol I. Oxford: Clarendon Press. 305～320

Schulze H, Blattanat B Z, 1902. Rutaceae, Diss, Heidelberg, 50 (From Metcalfe G , Chalk L, 1950. Anatomy of the Dicotyledons, Von I. Oxford: Clarendon press. 180)

Thomson W W, Platt-Aloia K A, Endress A G, 1976. Ultrastructure of Oil Gland Development in the Leaf of *Citrus sinensis* L. Bot Gaz, 137: 330～340

Tschirch A, Stock E, 1933. Die Harze. Vol. 1 Beilin (From Fahn A, 1979. Secretory Tissues in Plants. London: Academic Press. 180)

Turner G W, 1986. Comparative Development of Secretory Cavities in the Tribes Amorpheae and Psoraleeae (Leguminosae: Papilionoideae). Amer J Bot, 73(8):1178～1192

Van Tieghem P, 1885. Deuxieme Memoire sur les Canaux Secreteurs. Ann Sci Natur Bot, 1:1～96

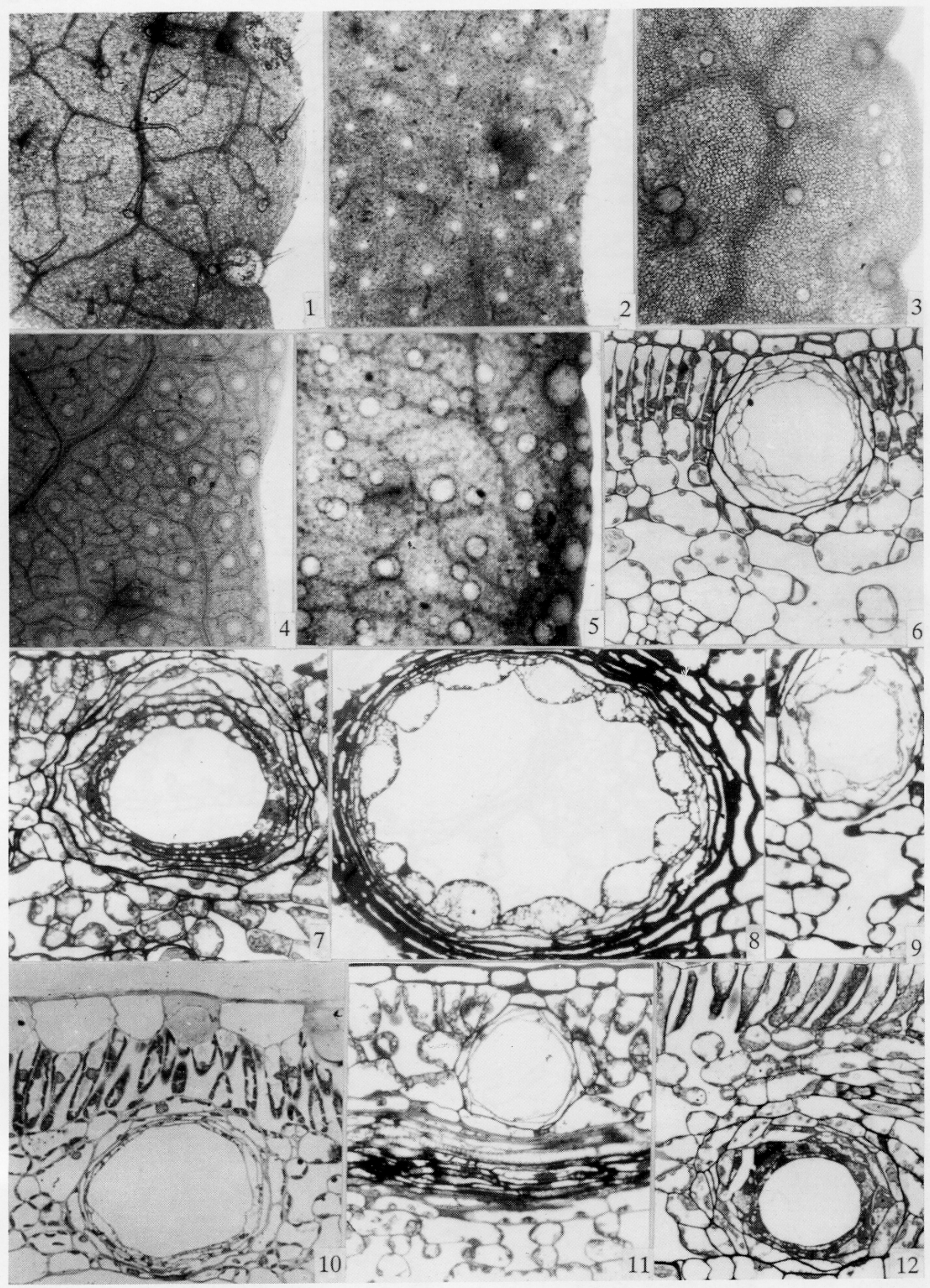
图版说明 Explanation of plates

图版 Ⅰ 1～5. 叶片透明照片，示分泌囊在叶片中的分布和形态 1. 秃叶黄皮树, ×25; 2. 大管, ×50; 3. 松风草, ×65; 4. 千里香, ×25; 5. 山桔, ×35。6～12. 叶的横切面，示分泌囊的结构和其在叶肉中的分布位置, ×260 6. 山桔; 7. 花椒; 8. 竹叶椒的叶缘齿缝分泌囊; 9. 臭常山; 10. 勒档; 11. 三叉苦; 12. 吴茱萸。

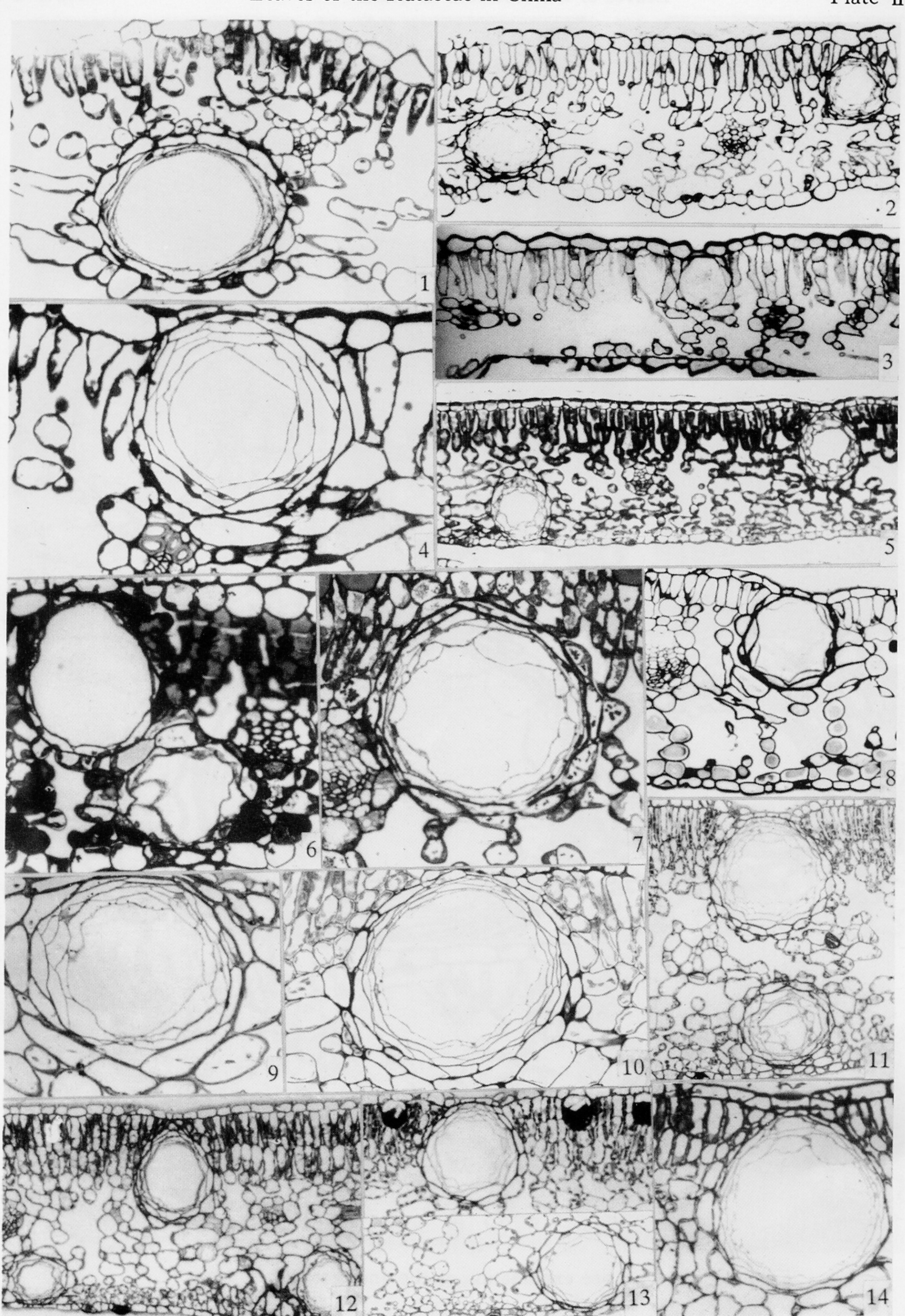
图版 Ⅱ 1～14. 叶横切面，示分泌囊的结构及其在叶肉中的分布位置 1. 松风草, ×260; 2. 芸香, ×130; 3. 山麻黄, ×130; 4. 白鲜, ×260; 5. 小芸木, ×130; 6. 降真香, ×260; 7. 飞龙掌血, ×260; 8. 黑果茵芋, ×130; 9. 酒饼勒, ×260; 10. 香橼, ×260; 11. 黄皮, ×130; 12. 千里香, ×130; 13. 四季桔, ×130; 14. 枳, ×260。

Plate Ⅰ 1～5. Parts of the clearing lamina, showing the distribution of the secretory cavities in the lamina. 1. *Phellodendron chinense* var. *glabriusculum*, ×25; 2. *Micromelum falcatum*, ×50; 3. *Boenninghausenia albiflora*, ×65; 4. *Murraya paniculata*, ×25; 5. *Fortunella hindsii*, ×35. 6～12. The cross sections of leaf or leaflet, showing the structure and location of the secretory cavities in the mesophyll, ×260. 6. *Fortunella hindsii*; 7. *Zanthoxylum bungeanum*; 8. *Zanthoxylum planispinum* leaflet cross section, showing the notches secretory cavities between the leaf-teeth; 9. *Orixa japonica*; 10. *Zanthoxylum avicennae*; 11. *Evodia lepta*; 12. *Evodia rutaecarpa*.

Plate Ⅱ 1～14. The cross section of leaf or leaflet, showing the structure and distribution of the secretory cavities in the mesophyll. 1. *Boenninghausenia albiflora*, ×260; 2. *Ruta graveolens*, ×130; 3. *Psilophyllum sinensis*, ×130; 4. *Dictamnus dasycarpus*, ×260; 5. *Micromelum integerrimum*, ×130; 6. *Acronychia pedunculata*, ×260; 7. *Toddalia asiatica*, ×260; 8. *Skimmia melanicarpa*, ×130; 9. *Atalantia buxifolia*, ×260; 10. *Citrus medica*, ×260; 11. *Clausena lansium*, ×130; 12. *Murraya paniculata*, ×130; 13. *Citrus mitis*, ×130; 14. *Poncirus trifoliata*, ×260.



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text